Труды Зоологического института РАН
Том 315, № 4, 2011, с. 461–477

УДК 599.323.5

СТРУКТУРА КРАНИОМЕТРИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СЕРЫХ ПОЛЕВОК *MICROTUS* ПОДРОДА *ALEXANDROMYS*

А.А. Лисовский[1]* и Е.В. Оболенская[2]

Зоологический музей Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Большая Никитская 6, 125009 Москва, Россия; e-mails: andlis@zmmu.msu.ru[1], obolenskaya@zmmu.msu.ru[2]

РЕЗЮМЕ

Исследована выборка из 1671 черепа (15 промеров) серых полевок подрода *Alexandromys* и *Microtus oeconomus*. Показано, что *M. oeconomus* и *M. middendorffii* по морфологии черепа очень сходны. Форма *M. o. kharanurensis* морфологически дистанцирована от остальных *M. oeconomus* и, возможно, не входит в состав этого вида. *Microtus sachalinensis* морфологически сходна с *M. fortis*. Экземпляры *M. gromovi* находятся в пределах изменчивости *M. middendorffii*. При этом оба последних вида сходны с *M. mongolicus*. Внутри *M. mongolicus* обнаруживаются западная и восточная группы. Морфологические различия между *M. maximowiczii*, *M. mujanensis* и *M. evoronensis* по уровню не отличаются от различий между между двумя группами *M. mongolicus* или форм *M. fortis*. Ареал *M. maximowiczii* в России должен быть расширен за счет обнаруженной в пойме Уссури популяции этого вида. Установлено морфологическое сходство между *M. limnophilus* и *M. mongolicus*. Полевки *M. l. malygini* не проявляют сходства с типовым экземпляром *M. limnophilus*. Оправданность рассмотрения *malygini* в качестве одной из форм *M. limnophilus* следует поставить под сомнение.

Ключевые слова: краниометрия, серые полевки, *Alexandromys*

THE STRUCTURE OF CRANIOMETRICAL DIVERSITY OF GREY VOLES *MICROTUS* SUBGENUS *ALEXANDROMYS*

A.A. Lissovsky[1]* and E.V. Obolenskaya[2]

Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Bolshaya Nikitskaya 6, 125009 Moscow, Russia; e-mails: andlis@zmmu.msu.ru[1], obolenskaya@zmmu.msu.ru[2]

ABSTRACT

The sample of 1671 intact skulls (15 measurements) of grey voles from *Alexandromys* subgenus and *Microtus oeconomus* was studied. Representatives of *M. oeconomus* and *M. middendorffii* are very similar in craniometrical features. The race *M. o. kharanurensis* is morphologically distant from other representatives of *M. oeconomus*, and possibly should not be included into this species. *M. sachalinensis* morphologically is similar to *M. fortis*. The specimens of *M. gromovi* are located inside the limits of internal variation of *M. middendorffii*. The both latter species are similar to *M. mongolicus*. There are western and eastern groups found inside *M. mongolicus*. The level of morphological differences between *M. maximowiczii*, *M. mujanensis* and *M. evoronensis* does not differ from the same between two groups of *M. mongolicus* or between races of *M. fortis*. The Russian part of the range of *M. maximowiczii* should be enlarged due to finding of the population of this species from the floodmeadows of Ussuri River. The morphological similarity between *M. limnophilus* and *M. mongolicus* is revealed. The voles *M. l. malygini* does not display similarity with the type specimen of *M. limnophilus*. The propriety for considering *malygini* as a race of *M. limnophilus* should be questioned.

Key words: craniometry, grey voles, *Alexandromys*

* Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы систематики серых полевок подрода *Alexandromys* Ognev, 1914 широко обсуждаются в отечественной таксономической литературе. Классические работы, а также большинство определителей построены на признаках зубной системы (Громов и Поляков 1977; Поздняков 1993; Громов и Ербаева 1995). Последние 40 лет значительная часть работ по этой группе выполняется с помощью методов цитогенетики. Так, были обнаружены новые хромосомные формы (Орлов и Ковальская 1978; Ковальская и Соколов 1980; Воронцов и др. 1988), показаны отличия между *Microtus limnophilus* Büchner, 1889 и *M. oeconomus* Pallas, 1776 (Малыгин и др. 1990; Courant et al. 1999), обнаружен полиморфизм внутри *M. maximowiczii* Schrenk, 1859 (Ковальская и др. 1980; Kartavtseva et al. 2008). Опубликованы обобщающие работы (Мейер и др. 1996). В последнее время к арсеналу методов исследования систематики обсуждаемой группы добавились методы молекулярной филогенетики: изучению подверглись митохондриальные гены (Bannikova et al. 2010; Haring et al. 2011). Таким образом, удалось уточнить состав подрода *Alexandromys*: отнести к нему ряд таксонов, филогенетическое положение которых вызывало сомнения – *M. mongolicus* Radde, 1861, *M. middendorffii* Poljakov, 1881, *M. l. malygini* Courant et al., 1999.

Тем не менее, существует целый пласт материала, который до сих пор не охвачен исследованиями. Это – обширные старые музейные коллекции. Многие экземпляры в них остаются без видового определения, благодаря особенностям строения зубов (например, молодые экземпляры), или были переопределены неоднократно, что с информационной точки зрения не составляет различий. В эту категорию входят и некоторые типовые экземпляры, что затрудняет таксономическую ревизию подрода. На современном этапе развития технологий старые коллекции закрыты для цитогенетических исследований. Теоретическая возможность проведения на их основе молекулярно-генетического исследования существует. Однако в связи с тем, что многочисленный типовой материал хранится в целом ряде музеев разных стран, каждый из которых по-своему решает проблему взятия генетического материала от старых (а, тем более, типовых) экземпляров, возможность проведения таксономической ревизии на основе генетического исследования пока остается лишь теоретической.

Дополнительную сложность для систематика представляет наличие параллелизмов в структуре эмалевых петель коренных зубов. Ранее уже было отмечено, что так называемые простые, «экономкоподобные» морфотипы зубов могут встречаться у представителей разных таксонов (Поздняков 1993; Bannikova et al. 2010).

В этой работе мы попытались сделать оценку разнообразия полевок, основанную на морфологии черепа. В дальнейшем такая оценка, совмещенная с работами по одонтологии, цитогенетике или генетике, может лечь в основу таксономической ревизии группы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучены коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ, Москва), Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург), Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ, Новосибирск), Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН (ИЭРиЖ, Екатеринбург), Института биологических проблем Севера ДВО РАН (ИБПС, Магадан), Institute of Zoology, Chinese Academy of Science (IOZ, Пекин), Museum der Naturkunde (MNB, Берлин).

Часть материала, использованного в этой работе, была целенаправленно собрана нами в ходе экспедиционных работ в период с 2003 по 2010 гг. Отловы проводили на территории Забайкальского края, Амурской области, Хабаровского и Приморского краев, республики Якутия.

Основу исследования составила выборка из 1671 целого черепа. Выборка включала представителей видов, составляющих подрод *Alexandromys* (в понимании Bannikova et al. 2010): *M. fortis* Büchner, 1889, *M. maximowiczii*, *M. sachalinensis* Vasin, 1955, *M. mujanensis* Orlov and Kovalskaya, 1978, *M. evoronensis* Kovalskaya and Sokolov, 1980, *M. limnophilus*, *M. mongolicus*, *M. middendorffii* sensu lato, *M. gromovi* Vorontsov et al., 1988. Также в работу были включены экземпляры *M. oeconomus*, подродовая принадлежность которой трактуется разными авторами неоднозначно (Musser and Carleton 2005; Bannikova et al. 2010).

У всех экземпляров, использованных в работе, были выполнены 15 промеров черепа (Рис. 1): кондилобазальная длина черепа (KBD), минимальное расстояние между верхними зубными рядами (DMT), длина диастемы (DL), альвеолярная длина верхнего ряда коренных зубов (UMT), скуловая ширина черепа (ZB), ширина черепа на уровне слуховых барабанов (WAB), высота черепа на уровне зубного ряда (HT), максимальная ширина глазницы (OW), максимальная длина глазницы (OL), ширина рострума у основания (RW), межглазничная ширина черепа (OC), максимальная длина слухового барабана (LB), максимальная ширина слухового барабана (WB), альвеолярная длина нижнего ряда коренных зубов (LMT), расстояние от основания резца до сочленовного отростка нижней челюсти (IMA). Все вычисления проводили на логарифмированных промерах.

При иллюстрации картины сходства центральноазиатских полевок список использованных промеров был сокращен. Поскольку типовые экземпляры *M. limnophilus* и *M. l. flaviventris* Satunin, 1903 частично повреждены, и некоторые промеры черепа взять у них невозможно, были использованы лишь 11 промеров (указанные выше, за исключением кондилобазальной длины, ширины черепа на уровне слуховых барабанов, максимальной длины слухового барабана, максимальной ширины слухового барабана).

Данные о половой принадлежности экземпляра, дате добычи, коллекторе, длине хвоста и задней лапы записывали в базу данных с этикеток. Возраст определяли в пределах трех градаций: очевидно ювенильные звери (1), очевидно перезимовавшие (3) и все остальные промежуточного возраста (2) (Лисовский и Оболенская 2010).

Для редукции возрастной изменчивости матрицу промеров ортогонально проецировали вдоль вектора возрастной изменчивости (Burnaby 1966). В качестве такого вектора был использован первый собственный вектор межгрупповой ковариационной матрицы, полученной при помощи иерархического дисперсионного анализа. Дизайн анализа включал два фактора: идентификатор географической выборки и возраста (второй фактор вложен в первый). В качестве показателя возраста была использована переменная с указанием возрастных градаций, причем были выбраны только экземпляры первой и третьей возрастной категорий (Obolenskaya et al. 2009; Лисовский и Оболенская 2010). Использовали географические выборки объемом не менее шести экземпляров.

Для проверки значимости различий между полами был использован иерархический двухфакторный дисперсионный анализ (факторы – географическая выборка и пол, второй фактор вложен в первый, с использованием всех промеров). Анализ был проведен в двух вариантах. В первом были включены только экземпляры 2-ой возрастной группы (как наиболее представленной), причем данные не были подвержены редукции возрастной изменчивости. Во втором были проанализированы экземпляры всех возрастов после редукции возрастной изменчивости. При этом использовали географические выборки объемом более шести экземпляров и с примерно равным соотношением полов.

Для повыборочного иерархического кластерного анализа использовали выборки, включающие экземпляры, принадлежащие к одному виду и добытые в одном географическом пункте. Для анализа отбирали выборки объемом более 3 экз. Кластерный анализ проводился при помощи алгоритма невзвешенного среднего (UPGMA) на основании матрицы дистанций Махаланобиса. Для устранения ошибки от включения в кластерный анализ выборок разного размера была введена соответствующая поправка (Marcus 1993).

Ординацию проводили, оценивая распределение экземпляров в каноническом пространстве. Для расчета положения осей канонического пространства использовали идентификаторы всех моновидовых географических выборок, объемом не менее шести экземпляров.

Основная методическая сложность заключалась в определении моновидовых выборок, поскольку исходной предпосылкой работы был отказ от предварительного определения экземпляров на основании морфологических признаков. Для выявления моновидовых выборок была проведена процедура, логика которой сводилась к следующему допущению: если в одном географическом пункте обнаружены представители разных видов, то в каноническом пространстве промеров черепа они не будут образовывать единого облака, а будут тяготеть к представителям своих видов со смежных территорий.

Априорно приняв верными видовые определения, сделанные на основании цитогенетических или генетических данных (по данным музейных

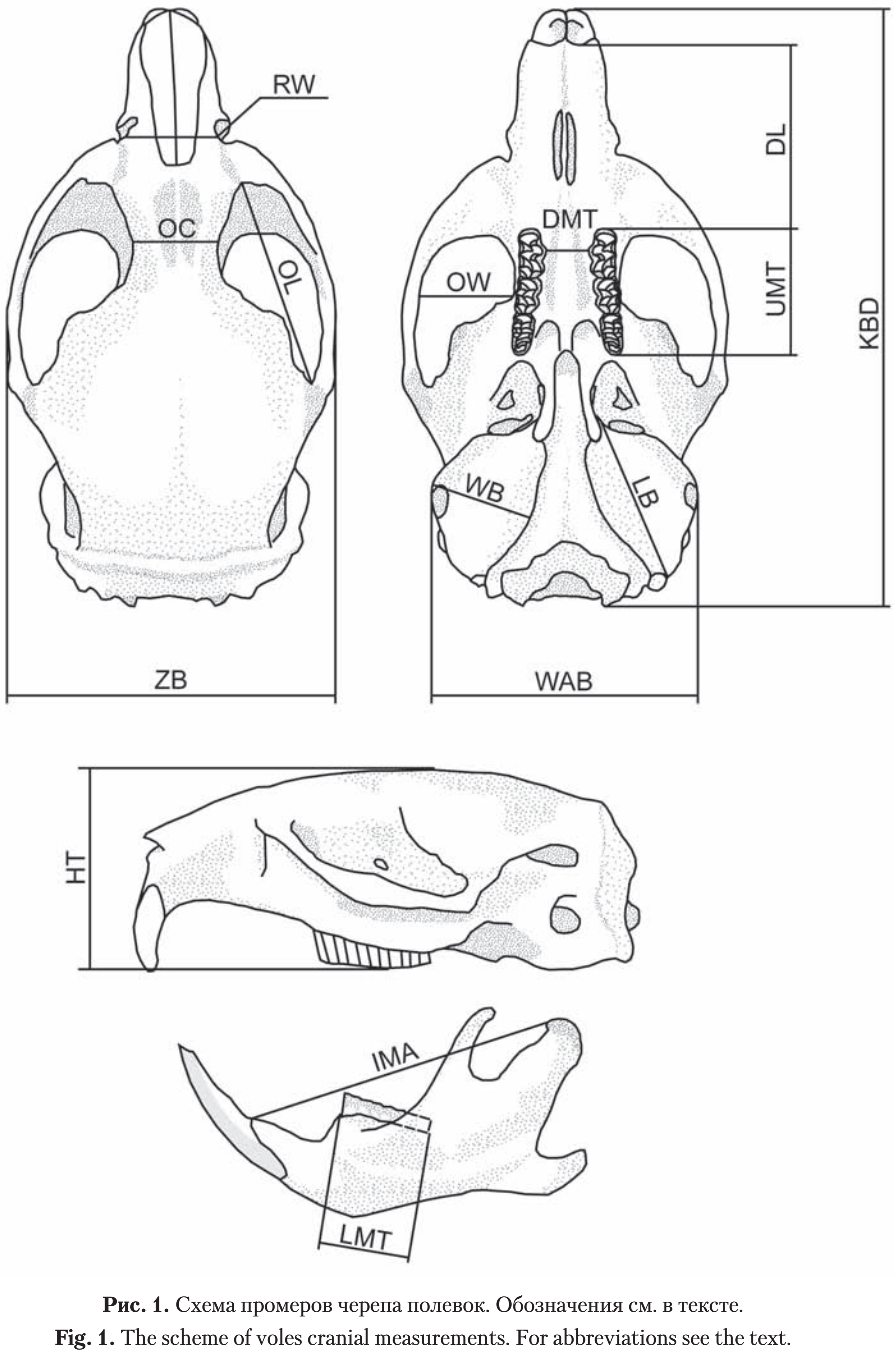


Рис. 1. Схема промеров черепа полевок. Обозначения см. в тексте.
Fig. 1. The scheme of voles cranial measurements. For abbreviations see the text.

этикеток), при помощи канонического дискриминантного анализа рассчитали апостериорные вероятности принадлежности всех остальных экземпляров к той или иной совокупности (виду).

Затем провели итеративную процедуру, которая включала разбиение на выборки, операции по устранению возрастной изменчивости, контроль над распределением экземпляров выборок в каноническом пространстве, контроль над поведением выборок при помощи кластерного анализа и перерасчет апостериорных вероятностей видового определения. Если выборки «одного вида» по

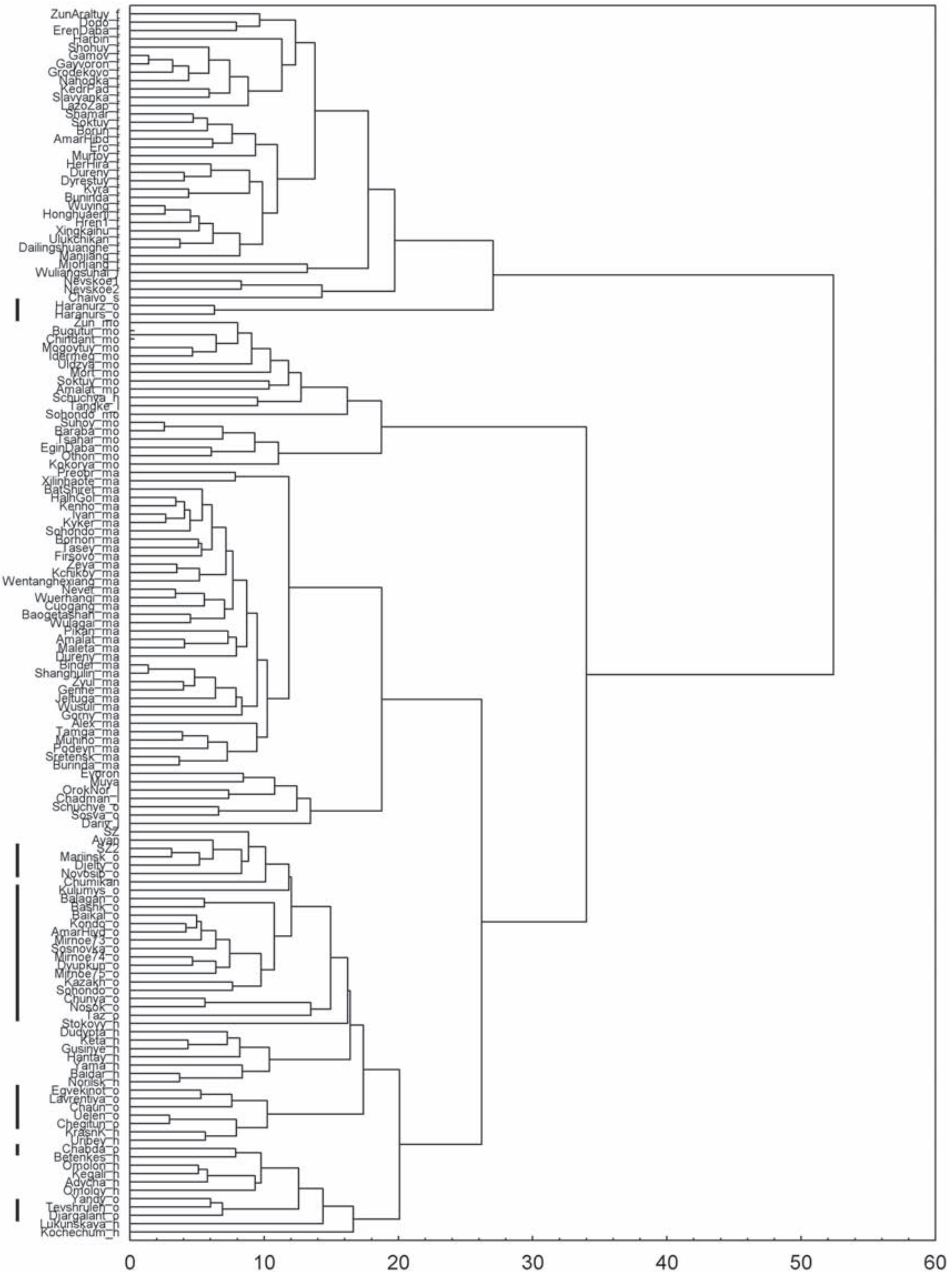


Рис. 2. Дендрограмма краниометрического сходства выборок серых полевок. Информация о выборках приводится в Приложении 1. Выборки *M. oeconomus* отмечены линиями слева.

Fig. 2. Dendrogram of craniometrical similarity of grey voles samples. The information about samples is given in Appendix 1. Samples of *M. oeconomus* are marked by lines on the left.

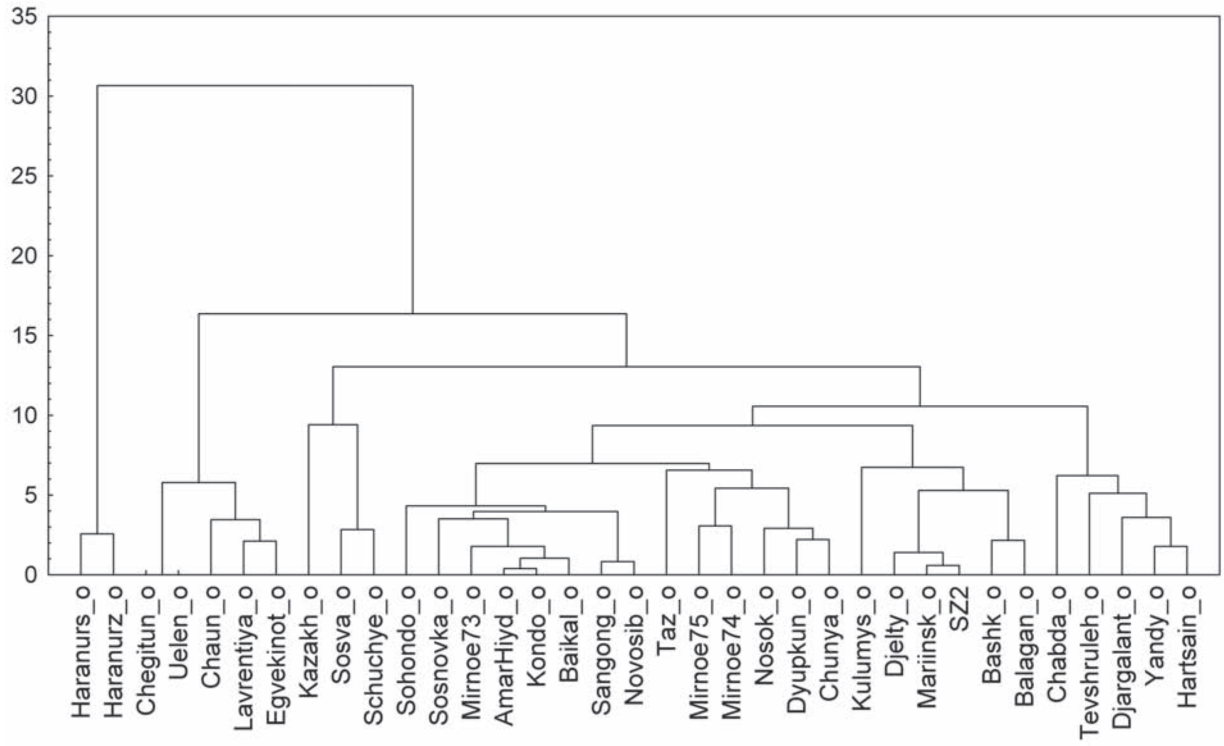


Рис. 3. Дендрограмма краниометрического сходства выборок *M. oeconomus*. Информация о выборках приводится в Приложении 1.

Fig. 3. Dendrogram of craniometrical similarity of *M. oeconomus* samples. The information about samples is given in Appendix 1.

результатам кластерного анализа образовывали более одной совокупности, то каждой из них присваивали свой идентификатор для использования в дискриминантном анализе. Эта процедура необходима для повышения предиктивной способности системы.

Первые несколько итераций были проведены на общей матрице данных, а затем каноническое пространство рассчитывали для локальных территорий. В качестве таких территорий мы ограничивались бассейном одной реки первого порядка, учитывая тяготение полевок этой группы к пойменным местообитаниям.

«Верными» определениями, то есть такими, которые фиксировались для последующего использования в дискриминантном анализе, считали те, чьи апостериорные вероятности принадлежности к какой-либо совокупности были равны или более 0.9. Итеративную процедуру продолжали до тех пор, пока новые экземпляры, определяемые с вероятностью 0.9, не прекратили появляться в результатах анализа. На последнем этапе, отдельно от «верных» определений, мы зафиксировали вероятностные определения для всех экземпляров, основываясь просто на наибольшей вероятности принадлежности к какой-либо совокупности.

После завершения итеративной процедуры мы сравнили полученные вероятностные определения экземпляров с записанными отдельно результатами нашего собственного их определения на основании «классических» признаков, таких как скульптура крыши черепа, длина хвоста и лапы, форма эмалевых петель жевательной поверхности зубов.

Для расчета половой изменчивости в двух вариантах были использованы 11 и 40 выборок соответственно. Для расчета финальной ковариационной матрицы эффекта возраста были использованы 15 выборок. В кластерном анализе проанализированы 147 выборок при оценке сходственной картины всех полевок и 115 выборок при оценке сходственной картины только внутри *Alexandromys*. Для расчета параметров осей ординации использованы 76 выборок.

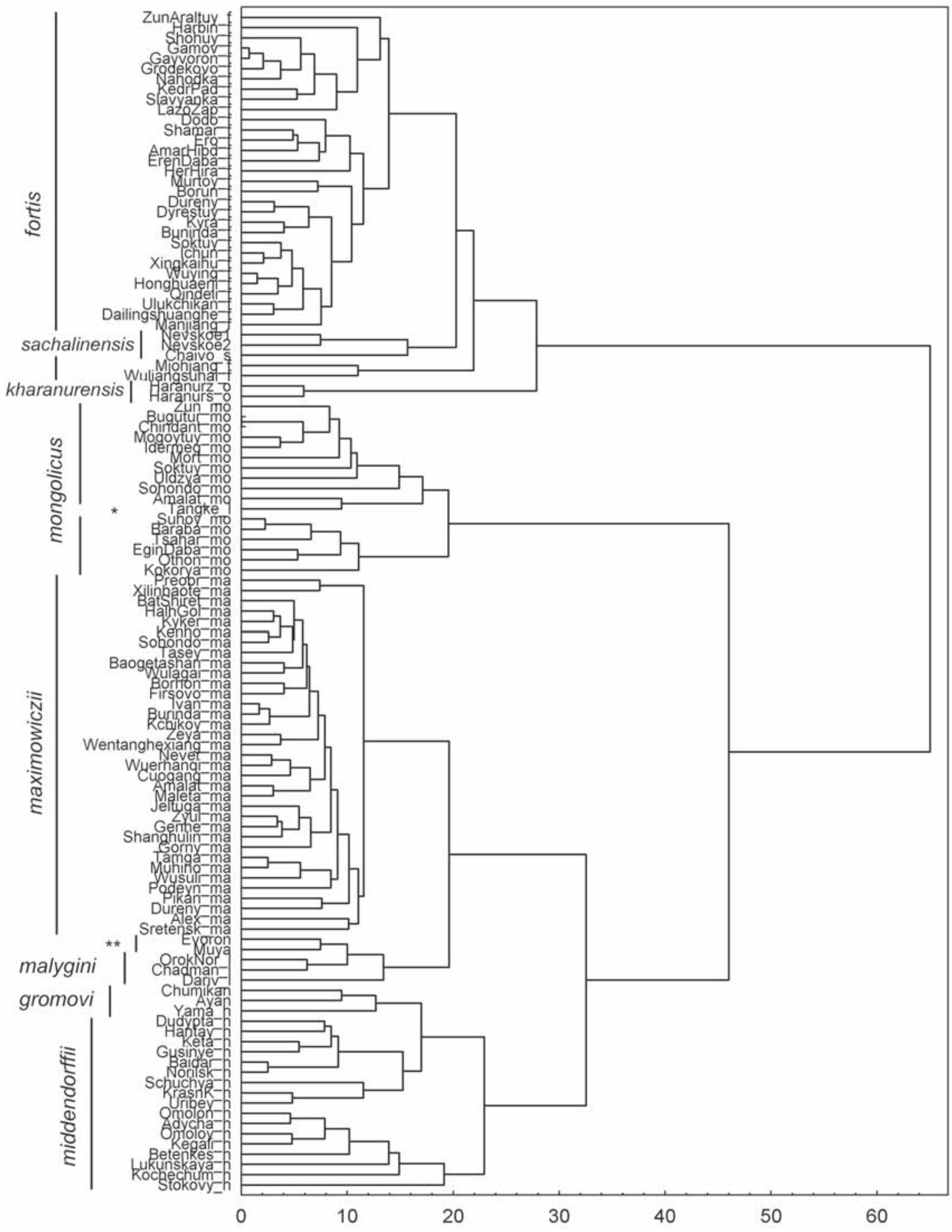


Рис. 4. Дендрограмма краниометрического сходства выборок серых полевок подрода *Alexandromys*. Информация о выборках приводится в Приложении 1. Звездочкой обозначена выборка *M. limnophilus*; двумя звездочками –выборки *M. mujanensis* и *M. evoronensis*.

Fig. 4. Dendrogram of craniometrical similarity of grey voles samples of the subgenus *Alexandromys*. The information about samples is given in Appendix 1. The sample of *M. limnophilus* is marked by asterisk; the samples of *M. mujanensis* and *M. evoronensis* are marked by two asterisks.

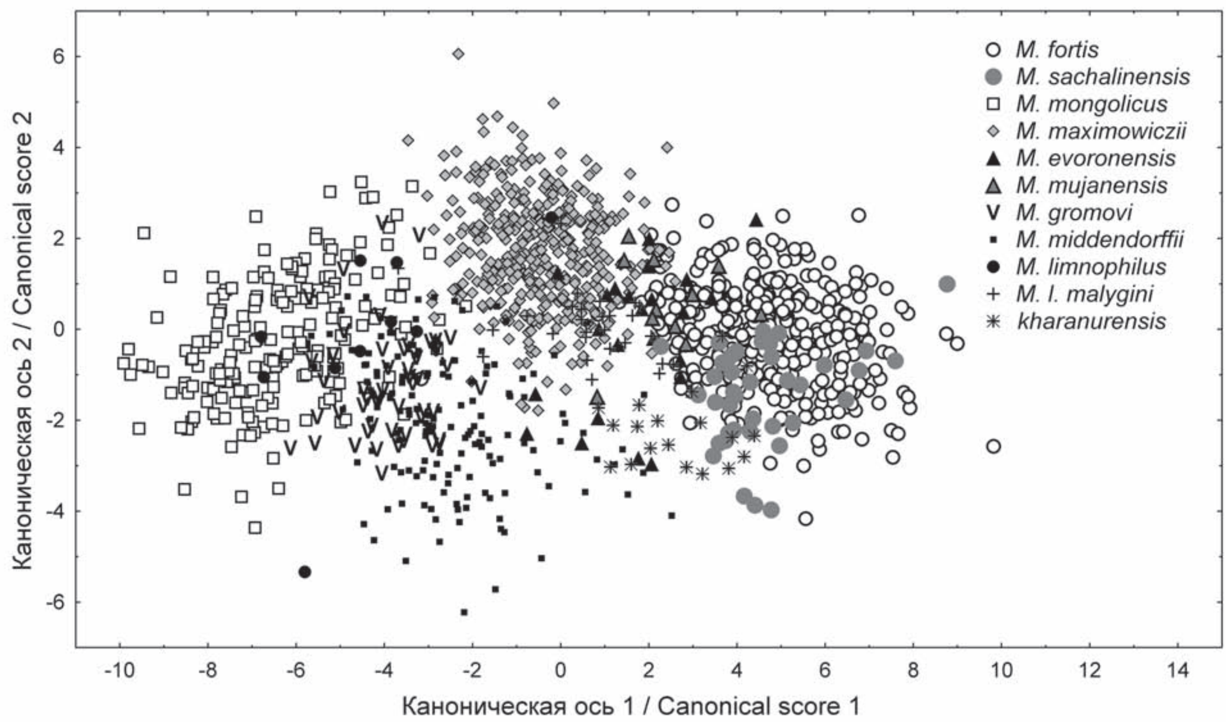


Рис. 5. Расположение экземпляров полевок, принадлежащих к подроду *Alexandromys*, в каноническом пространстве краниометрической межвыборочной изменчивости.

Fig. 5. Distribution of *Alexandromys* voles specimens in the canonical space of craniometrical between-sample differences.

Для обработки краниометрических данных использованы стандартные модули Statistica 8 (Statsoft 2007) и алгоритмы, написанные первым автором на языке Statistica Visual Basic.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У полевок одной возрастной группы достоверно выражен половой диморфизм пропорций черепа (Wilk's Lambda = 0.05, p = 0.003). После редукции возрастной изменчивости признаков половых различий в выборках обнаружить не удается (Wilk's Lambda = 0.22, p = 0.086). В дальнейшем анализе экземпляры обоих полов анализировались совместно.

Определение по классическим признакам совпало с вероятностным определением у 91% экземпляров. Значительная доля несовпадений пришлась на долю пары видов *M. oeconomus* и *M. middendorffii* s.l. Если исключить этот компонент неопределенности, процент совпадения количественного определения и классического составит 97.3% (то есть разные определения получила 41 полевка). Среди них лишь в двух случаях способы определения прямо противоречили друг другу: в обоих случаях морфологически монгольская полевка была количественно определена как полевка Максимовича, причем в обоих случаях полевки Максимовича не были известны из точки сбора экземпляра или ее окрестностей. В остальных случаях полевки демонстрировали низкую вероятность принадлежности к одному из видов, то есть несоответствие двух способов определения, скорее, следует называть «неопределенностью», а не «противоречием». Из них семь экземпляров были ювенильными, и их морфологическое определение можно считать условным.

Иерархический кластерный анализ позволяет выделить несколько обособленных групп (Рис. 2). Полевки экономки и северосибирские полевки объединились в пределах одного кластера. Однако небольшая часть экономок, а точнее, так называемая форма *M. o. kharanurensis* Courant et al., 1999

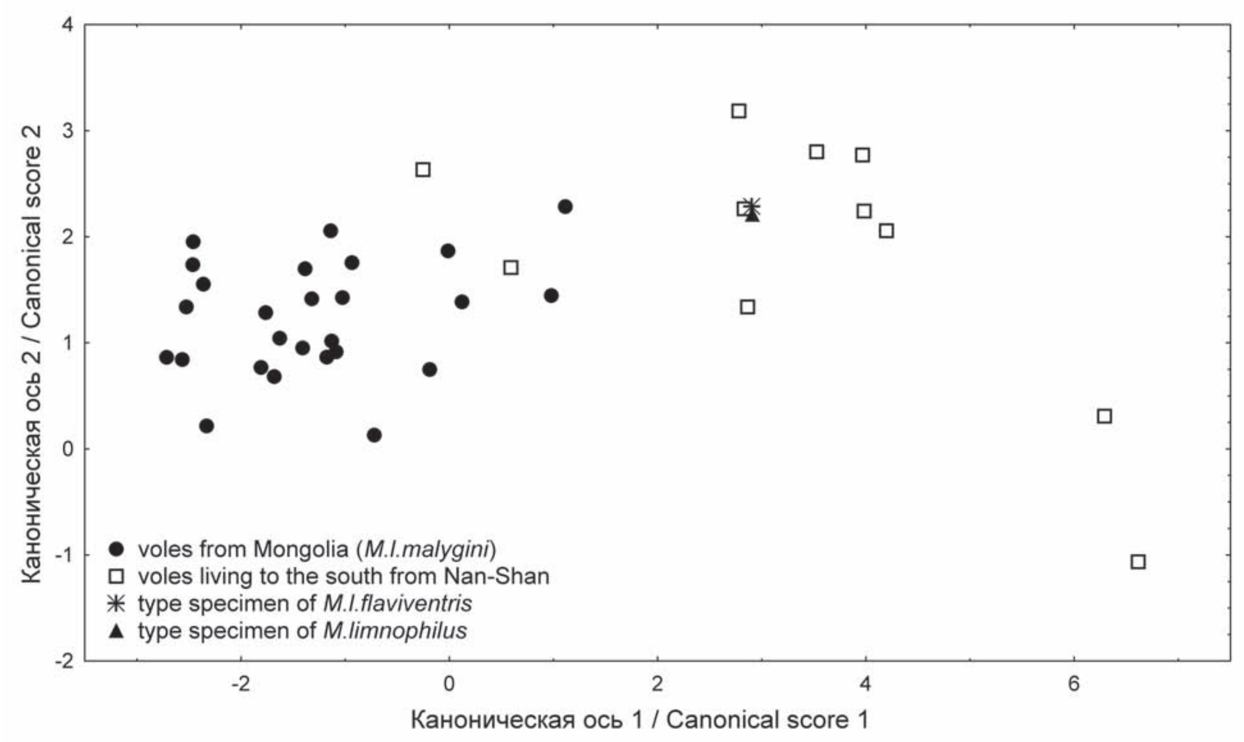


Рис. 6. Фрагмент канонического пространства краниометрической межвыборочной изменчивости полевок подрода *Alexandromys*, включающий только экземпляры из Центральной Азии.

Fig. 6. Fragment of the canonical space of craniometrical between-sample differences of *Alexandromys* voles, including only specimens from Central Asia

попала в другой кластер, значительно удаленный от основной части экономок.

Для того чтобы проверить, не является ли это артефактом алгоритма кластерного анализа, а не свойством популяции *kharanurensis*, изменчивость экономок была рассмотрена отдельно (Рис. 3). Как видно из дендрограммы, действительно, *M. o. kharanurensis* значительно удалена от остальных экономок.

В дальнейшем анализе экономки (в узком смысле слова) были исключены, а *M. o. kharanurensis* оставлены. Результирующая дендрограмма объединяет четыре основных кластера (Рис. 4). Уровень объединения выборок внутри этих четырех кластеров сходен.

Все экземпляры *M. fortis* объединяются вместе. При этом вся северная часть ареала от Забайкалья до Приморья образует одну ветвь, внутри которой не прослеживается географически осмысленных объединений. Выборки с севера Корейского полуострова и севера пустыни Ордос дистанцированы как от этой ветви, так и друг от друга.

Выборки *M. sachalinensis* оказались включенными в кластер *M. fortis*, причем расположены внутри его. Выборки с оз. Хара-Нур, расположенного в бассейне р. Дзабхан-гол в Котловине Больших Озер (*M. o. kharanurensis*), также входят в этот кластер и объединяются с рассмотренными выше выборками на некотором расстоянии.

Следующий кластер составлен монгольскими полевками. Различаются две ветви, сооответствующие западной и восточной частям ареала. Граница между представителями этих ветвей проходит примерно на меридиане р. Селенги. Единственное исключение – полевки из окрестностей пос. Александровский Завод (юго-восточное Забайкалье) объединяются с западной группой выборок. В восточную ветвь этого кластера попала также выборка с северо-восточной окраины Тибетского нагорья.

Следующий большой кластер объединяет выборки *M. maximowiczii*, *M. mujanensis*, *M. evoronensis* и полевок из Монголии, которых в отечественной литературе принято называть *M. limnophilus* и для которых предложено специальное название – *M. l. malygini*.

Последний кластер включает выборки *M. middendorffii* s.l. и *M. gromovi*.

В каноническом пространстве облака разных видов существенно перекрываются (Рис. 5). Тем не менее краниометрическое перекрывание существует в основном между аллопатрическими формами. Например, облака экземпляров парапатричных *M. fortis*, *M. mongolicus*, *M. maximowiczii* почти изолированы друг от друга, а наибольшее перекрытие наблюдается у аллопатричных *M. middendorffii*, *M. gromovi* и *M. mongolicus*. Поэкземплярный анализ так же как и повыборочный кластерный, демонстрирует сходство *M. sachalinensis* и *M. fortis*; *M. l. malygini* и *M. maximowiczii*.

Дополнительно мы рассмотрели поэкземплярную изменчивость полевок из центральной Азии, то есть тех, к которым в разное время применяли название «*M. limnophilus*» (Рис. 6). Можно обратить внимание, что типовые экземпляры *M. limnophilus* и *M. l. flaviventris* очень похожи друг на друга. В то же время эти экземпляры весьма удалены от полевок из Монголии.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты кластерного анализа в общем соответствуют современным представлениям об объемах видов в подроде *Alexandromys*. В то же время существует ряд наблюдений, на которых следует остановиться подробнее.

Один из наиболее неожиданных результатов – высокая степень морфологического сходства *M. middendorffii* и *M. oeconomus*. Эти виды не являются близкими родственниками (Bannikova et al. 2010), соответственно мы можем говорить о конвергенции формы черепа у них. Учитывая значительное перекрывание ареалов *M. middendorffii* и *M. oeconomus*, эта пара видов представляет большой интерес для изучения сопряженности географической изменчивости с экологическими параметрами.

К неожиданным результатам следует отнести также морфологическую обособленность формы *M. o. kharanurensis* от других полевок-экономок. По морфологическим дистанциям эта форма удалена от экономок не менее, чем другие вошедшие в анализ виды (Рис. 2), и, напротив, проявляет сходство с *M. fortis*. Следует заметить, что отличия *M. o. kharanurensis* от *M. oeconomus* по характеру рисунка эмалевых петель m_1 были описаны ранее (Courant et al. 1999). Кариологических отличий между этими формами не обнаружено (Малыгин и др. 1990).

С нашей точки зрения, это явление может иметь два возможных объяснения: либо таксон *kharanurensis* не принадлежит *M. oeconomus* и был ошибочно включен в него, благодаря кариологическому сходству, либо *M. oeconomus* демонстрирует морфологический полиморфизм. Второй вариант кажется нам маловероятным, поскольку он предполагает наличие внутри полевки-экономки двух ярко выраженных морфологических типов. Примеров такого рода среди мелких млекопитающих нам не известно. Вопрос о том, является ли *kharanurensis* самостоятельным видом или нет, должен быть решен с привлечением дополнительных исследований.

Следует отметить, что к этому таксону относятся не «*M. oeconomus* из Монголии», как это написано в первоописании (Courant et al. 1999), но только полевки с оз. Хара-Нур. Другие исследованные выборки *M. oeconomus* из Монголии проявляют сходство с полевками-экономками остальной части ареала.

Рассматривая структуру данных без *M. oeconomus*, можно выделить четыре основных кластера. Ветвление большинства ветвей кластеров логично с точки зрения географического положения выборок. Все узкоареальные таксоны, большинство из которых было описано по хромосомным перестройкам или данным экспериментальной гибридизации (*M. mujanensis*, *M. evoronensis*, *M. sachalinensis*, *M. l. malygini*, *M. gromovi*), представлены самостоятельными ветвями, но расположенными внутри кластеров более широкоареальных видов.

Объединение ветвей внутри четырех кластеров происходит примерно на одном уровне. Таким образом, степень морфологического сходства двух ветвей *M. mongolicus*; *M. fortis* и *M. sachalinensis*; *M. maximowiczii*, *M. mujanensis*, *M. evoronensis* и *M. l. malygini*; *M. middendorffii* и *M. gromovi* характеризуется сходными величинами. При этом *M.*

sachalinensis оказывается в пределах межпопуляционной изменчивости *M. fortis*, а *M. gromovi* – в пределах межпопуляционной изменчивости *M. middendorffii*.

Краниометрическая изменчивость *M. middendorffii* и *M. gromovi* была рассмотрена нами в отдельной статье (Lissovsky et al. 2010), и здесь мы не будем останавливать внимание на этом вопросе. Морфологическое сходство этих двух видов и *M. mongolicus* (Рис. 5) соответствует результатам генетических исследований (Bannikova et al. 2010; Lissovsky et al. 2010), объединяющим эти три вида в одну кладу.

Степень морфологических отличий *M. fortis*, *M. sachalinensis*, *M. maximowiczii*, *M. mujanensis* и *M. evoronensis* уже специально изучалась (Мейер и др. 1996), демонстрируя результаты, более или менее близкие к нашим. Некоторые нюансы (например, степень сходства по разным признакам *M. fortis* и *M. sachalinensis*), вероятнее всего, определяются иллюстративной ценностью многомерного подхода в нашей работе по сравнению с одномерным в предыдущей. Здесь нужно обратить внимание, что категорическое отнесение сахалинской полевки к группе *maximowiczii* в финальном разделе монографии не полностью соответствует тексту основных разделов; в некоторых из них указывается и на сходство с *M. fortis*, либо равноудаленность от всех таксонов (Мейер и др. 1996). Морфологическое сходство *M. maximowiczii* и *M. l. malygini* описывается в нашей работе впервые. Нужно отметить, что если морфологическое сходство *M. maximowiczii*, *M. mujanensis* и *M. evoronensis* отражает генетическое родство этих форм, то сходство с ними *M. l. malygini*, возможно, является конвергентным (Bannikova et al. 2010; Haring et al. 2011).

Наши результаты позволяют уточнить ареал *M. maximowiczii*. Согласно устоявшейся точке зрения, юг Дальнего Востока России населяет только большая полевка *M. fortis* (Костенко 2000). Тем не менее одна из выборок, собранных на р. Тамга в бассейне средней Уссури, оказалась внутри кластера *M. maximowiczii*. Мы провели дополнительные полевые работы и обнаружили *M. maximowiczii* также в низовьях р. Бикин (недалеко от впадения в Уссури). Вероятно, эта полевка живет и в других пойменных лугах средней и нижней Уссури – эта гипотеза требует проверки полевыми работами.

Наши результаты указывают на наличие двух морфологических форм внутри *M. mongolicus*. Насколько этот морфологический феномен соответствует генетическому подразделению, а также чем обусловлено попадание полевок из окрестностей пос. Александровский Завод (юго-восточное Забайкалье) в западную ветвь, необходимо проверять с использованием генетических маркеров.

Наши результаты сравнения типовых экземпляров *M. limnophilus* и *M. l. flaviventris* с полевками из Центральной Азии должны несколько изменить использование названий в исследуемой группе. Напомним, что, благодаря сходству в форме эмалевых петель m_1, названия полевок Центральной Азии применялись к таксонам с известной долей условности. История этого вопроса была описана ранее (Малыгин и др. 1990; Courant et al. 1999). Из региона были описаны четыре номинальных таксона видовой группы: *M. limnophilus* Büchner, 1889, *M. l. flaviventris* Satunin, 1903, *M. malcolmi* Thomas, 1911 и *M. l. malygini* Courant et al., 1999. Сравнение (а, тем более, количественное) всех четырех форм никогда не проводилось.

Мы можем констатировать высокое сходство по краниометрическим параметрам типовых экземпляров *M. limnophilus* и *M. l. flaviventris*. Это согласуется с позицией предшественников (Courant et al. 1999), основанной на сходстве строения m_1.

Выборка полевок с восточного уступа Тибетского нагорья по результатам поэкземплярного анализа демонстрирует высокое сходство с вышеозначенными типовыми экземплярами. По результатам кластерного анализа эта выборка далеко отстоит от полевок из Монголии (*M. l. malygini*) и попадает внутрь кластера *M. mongolicus*.

Полевки *M. l. malygini*, в свою очередь, значительно отличаются от типовых экземпляров *M. limnophilus* и *M. l. flaviventris* в поэкземплярном анализе. Краниометрическая дистанция между монгольскими и большинством китайских экземпляров весьма значительна (Рис. 6) в сравнении с дистанциями между другими таксонами в изучаемой группе (Рис. 5). Форма и размер эмалевых петель m_1 представителей *M. l. malygini* также существенно отличаются от типичных *M. limnophilus* (Courant et al. 1999). Известно также, что между этими таксонами существуют кариологические различия, затрагивающие число хромосомных плеч: 58 у *M. limnophilus* и 60 у *M. l. malygini* (Малыгин и др. 1990; Courant et al. 1999). Таким образом, на сегодняшний день не существует ни од-

ного свидетельства о сходстве между типичными *M. limnophilus* и *M. l. malygini* ни по одной группе признаков. Оправданность первоначального отнесения полевок из Монголии к виду *M. limnophilus* (Малыгин и др. 1990; Courant et al. 1999) следует поставить под сомнение. Вполне возможно, что форма *malygini* представляет собой отдельный таксон видового ранга.

В то же время, среди экземпляров, отловленных к югу от системы Нань-Шаня, наблюдается некоторый полиморфизм (Рис. 5, 6). Природа наблюдаемого полиморфизма может быть связана как с обитанием в обсуждаемом регионе представителей нескольких таксонов, так и с малым объемом изученной выборки, недостаточным для формирования адекватного дискриминантного пространства на фоне других, хорошо представленных видов. Этот вопрос следует решить с привлечением дополнительного материала из Центральной Азии. Тогда можно будет обсуждать и наблюдаемое сходство *M. limnophilus* и *M. mongolicus*.

Нельзя не упомянуть о различиях между картиной морфологического сходства таксонов и известной на сегодняшний день генетической структурой подрода. Эти различия сводятся к двум фактам. Во-первых, по результатам изучения митохондриального гена цитохрома Б *M. sachalinensis* является сестринской группой к *M. maximowiczii*, а не к *M. fortis* (Bannikova et al. 2010). Во-вторых, полевки *M. l. malygini* по результатам той же работы оказались родственны *M. fortis*, а не *M. maximowiczii*. Причины этого обсуждать, вероятно, преждевременно. Несоответствия могут быть вызваны как конвергенцией в форме черепа, о чем уже писалось выше, так и малым объемом генетически изученного материала или результатами древней гибридизации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны за помощь в работе с коллекциями: Ф.Н. Голенищеву, Г.И. Барановой и А.О. Аверьянову (Санкт-Петербург), А.А. Позднякову (Новосибирск), Н.В. Лопатиной (Новосибирск), Н.Е. Докучаеву (Магадан), Н.Г. Ерохину (Екатеринбург), F. Mayer (Берлин), R. Angermann (Берлин), Q. Yang, L. Xia, D. Ge, C. Cheng (все – Пекин). В ходе подготовки работы мы обсуждали ряд вопросов с Л.Л. Войтой (Санкт-Петербург), В.М. Малыгиным (Москва), Ф.Н. Голенищевым (Санкт-Петербург), А.А. Поздняковым (Новосибирск). Мы признательны им и анонимному рецензенту за ценные советы. Неоценимую помощь при сборе материала нам оказали А.Э. Пильников (Краснокаменск), С.В. Крускоп (Москва), В.М. Сафронов (Якутск), И.М. Охлопков (Якутск), А.Ю. Олейников (Хабаровск), Н.В. Пожидаева (Москва), С.А. Подольский (Москва), Р.Н. Сметанин (Якутск). Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 09-04-00283.

ЛИТЕРАТУРА

Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Ляпунова Е.А. и Ревин Ю.В. 1988. Новая хромосомная форма и изменчивость коренных зубов у полевки *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae). *Зоологический журнал*, **57**(2): 205–213.

Громов И.М. и Поляков И.Я. 1977. Полевки (Microtinae). Фауна СССР. Млекопитающие. Том. 3. Вып. 8. Наука, Ленинград, 504 с.

Громов И.М. и Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 522 с.

Ковальская Ю.М. и Соколов В.Е. 1980. Новый вид полевок (Rodentia, Cricetidae, *Microtus*) из Нижнего Приамурья. *Зоологический журнал*, **59**(9): 1409–1416.

Ковальская Ю.М., Хотолху Н. и Орлов В.Н. 1980. Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae). *Зоологический журнал*, **59**(12): 1862–1869.

Костенко В.А. 2000. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России. Дальнаука, Владивосток, 210 с.

Лисовский А.А. и Оболенская Е.В. 2010. Структура краниометрической изменчивости полевки экономки Microtus oeconomus (Rodentia, Mammalia). *Зоологический журнал*, **89**(8): 1007–1011.

Малыгин В.М., Орлов В.И. и Яценко В.Н. 1990. О видовой самостоятельности приозерной полевки *Microtus limnophilus*, ее родственных связях с полевкой-экономкой *M. oeconomus* и распространении этих видов в Монголии. *Зоологический журнал*, **69**(4): 115–126.

Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И. и Саблина О.Л. 1996. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. Наука, Санкт-Петербург, 320 с.

Орлов В.Н. и Ковальская Ю.М. 1978. *Microtus mujanensis* sp.n. (Rodentia, Cricetidae) из бассейна реки Витим. *Зоологический журнал*, **57**(8): 1224–1232.

Поздняков А.А. 1993. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевок группы «*maximowiczi*» (Rodentia, Arvicolidae): опыт количественного статистического анализа. *Зоологический журнал*, **72**(11): 114–125.

Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A., Matrosova V., Abramson N.I., Obolenskaya E.V. and Tesakov A.S. 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence. *Biological Journal of the Linnean Society,* **99**: 595–613.

Burnaby T.P. 1966. Growth-invariant discriminant functions and generalized distances. *Biometrics*, **22**: 96–110.

Courant F., Brunet-Lecomte P., Volobouev V., Chaline J., Quéré J.P., Nadachowski A., Montuire S., Bao G., Viriot L., Rausch R., Erbajeva M., Shi D. and Giraudoux P. 1999. Karyological and dental identification of *Microtus limnophilus* in a large focus of alveolar echinococcosis (Gansu, China**)**. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, 3. Sciences de la Vie*, **322**: 473–480.

Haring E., Sheremetyeva I. N. and Kryukov A. P. 2011. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus,* Rodentia) based on mitochondrial sequences. *Mammalian Biology*, **76**: 258–267

Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E.V., Korablev V.V. and Voyta L.L. 2008. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions. *Russian Journal of Theriology*, **7**(2): 89–97.

Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V., Abramson N.I., Dokuchaev N.E., Yakimenko V.V., Mal'kova M.G., Bogdanov A.S. and Ivanova N.V. 2010 (in press). Geographic variation of *Microtus middendorffii* sensu lato studied by craniometrical and mitochondrial features. *Russian Journal of Theriology.*

Marcus L.F. 1993. Some aspects of multivariate statistics for morphometrics. In: L.F. Markus, E. Bello Rojo and A. Garcia-Valdecasas (Eds.). Contribution to morphometrics, Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C., Madrid: 98–130.

Musser G.G. and Carleton M.D. 2005. Superfamily Muroidea. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder (Eds.) Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference, 3rd edn. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD: 894–1531.

Obolenskaya E.V., Lee M.Y., Dokuchaev N.E., Oshida T., Lee M.S., Lee H. and Lissovsky A.A. 2009. Diversity of Palaearctic chipmunks (*Tamias*, Sciuridae). *Mammalia*, **73**: 281–298.

StatSoft 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com

Представлена 25 апреля 2011; принята 19 сентября 2011.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Список выборок полевок, вошедших в кластерный анализ. Порядок представления информации: название выборки – объем выборки; место хранения; локалитет.

APPENDIX 1. List of voles samples included in the cluster analysis. The order of information: sample name – sample volume; place of storage; locality data.

M. fortis

AmarHibd_f – 18; ЗММУ; Монголия, Селенгинский аймак, Амар-Хийд, лев. берег р. Эвенгиян-гол, 49.471°N, 105.057°E.

Borun_f – 4; ЗИН; Россия, Забайкальский край, южн. берег оз. Борун-Торей, 49.94°N, 115.56°E.

Buninda_f – 8; ИСиЭЖ; Россия, Забайкальский край, Кыринский р-н, р. Бунинда, 49.701°N, 111.373°E.

Dailingshuanghe_f – 5; IOZ; Китай, провинция Хейлунцзян, окр. Ичун, Дайлиншуанхэ, 47.766°N, 128.915°E.

Dodo_f – 5; ЗММУ; Россия, республика Бурятия, Джидинский р-н, Булун-Ичетуй, 50.633°N, 105.46°E.

Dureny_f – 6; ЗИН; Россия, республика Бурятия, Кяхтинский р-н, с. Дурены, 50.313°N, 106.843°E.

Dyrestuy_f – 8; ИСиЭЖ; Россия, республика Бурятия, Джидинский р-н, окр. с. Дыристуй, 50.63°N, 106.03°E.

ErenDaba_f – 7; ЗММУ; Монголия, Хэнтэйский аймак, хр. Хэнтэй, пер. Эрэн-Даба-Нуру, 48.833°N, 111.666°E.

Gamov_f – 4; ЗММУ; Россия, Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Гамова, 42.6°N, 131.183°E.

Gayvoron_f – 6; ЗММУ; Россия, Приморский край, Спасский р-н, окр. п. Гайворон, 44.753°N, 132.786°E.

Grodekovo_f – 5; ЗММУ; Россия, Приморский край, Анучинский р-н, с. Гродеково, старое русло р. Крепостной, 44.426°N, 131.403°E.

Harbin_f – 4; ЗММУ; Китай, провинция Хейлунцзян, окр. г. Харбина, 45.75°N, 126.63°E.

HerHira_f – 4; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Александрово-Заводский р-он, верховья р. Хер-Хира, 50.43°N, 118.12°E.

Honghuaerji_f – 8; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Хумерце Венькеци, Хонхуаерцзи, 48.25°N, 120.017°E.

KedrPad_f – 10; ЗММУ; Россия, Приморский край, заповедник Кедровая падь, 43.096°N, 131.495°E.

Kyra_f – 6; ИСиЭЖ; Россия, Забайкальский край, Кыринский р-н, окр. Кыры, лев. берег р. Онон, 49.58°N, 111.945°E.

LazoZap_f – 7; ЗММУ; Россия, Приморский край, Лазовский заповедник, р. Та-Чингоуза, 43.015°N, 134.121°E.

Manjiang_f – 20; IOZ; Китай, провинция Гирин, Фусун, Маньцзян, 41.946°N, 127.598°E.

Mjohjang_f – 6; MNB; Северная Корея, провинция Пхёнан-Пукто, Мъехянсань, 40.017°N, 126.317°E.

Murtoy_f – 7; ЗИН; Россия, республика Бурятия, Селенгинский р-н, зап. берег оз. Гусиное, 4 км зап. станции Муртой, 51.183°N, 106.267°E.

Nahodka_f – 7; ЗММУ; Россия, Приморский край, г. Находка, 42.839°N, 132.78°E.

Qindeli_f – 12; IOZ; Китай, провинция Хейлунцзян, Фуюань, ферма Циндели, 48.076°N, 133.299°E.

Shohuy_f – 6; ЗММУ; Монголия, Восточный аймак, 2.5 км вост. с. Дали-Бамбар, окр. оз. Шохуй, 49.527°N, 114.646°E.

Shamar_f – 12; ЗММУ; Монголия, Селенгинский аймак, окр. Шамар, 50.102°N, 106.201°E.

Ero_f – 8; ЗММУ; Монголия, Селенгинский аймак, верх р. Еро-Гол, 49.083°N, 107.283°E.

Slavyanka_f – 5; ЗММУ; Россия, Приморский край, Хасанский р-н, п. Славянка, 42.863°N, 131.35°E.

Soktuy_f – 4; ЗИН; Россия, Забайкальский край, Борзинский р-н, окр. п. Соктуй-Милозан, 50.07°N, 117.87°E.

Ulukchikan_f – 8; ИСиЭЖ; Россия, республика Бурятия, Баргузинский р-н, дол. р. Баргузин, с. Улюкчикан, 53.861°N, 109.955°E.

Wuliangsuhai_f – 7; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Вулатецяньци, Вулянсухай, 40.805°N, 108.246°E.

Wuying_f – 4; MNB; Китай, провинция Хейлунцзян, Малый Хинган, Вуин, 48.116°N, 129.229°E.

Xingkaihu_f – 5; IOZ; Китай, провинция Хейлунцзян, Мишань, ферма Синкайху, 45.302°N, 132.768°E.

ZunAraltuy_f – 11; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Борзинский р-н, оз. Зун-Аралтуй, 50.05°N, 117.37°E.

M. gromovi

Ayan – 17; ЗММУ; Россия, Хабаровский край, побережье Охотского моря, Аяно-Майский р-н, п. Аян, 56.464°N, 138.161°E.

Chumikan – 26; ЗММУ; Россия, Хабаровский край, Тугуро-Чумиканский р-н, р. Уда, 25 км выше п. Чумикана, 54.61°N, 135.01°E.

Yama_h – 4; ЗММУ; Россия, Магаданская область, Колымское нагорье, верх. р. Ямы, Майманджинский хр., 60.653°N, 152.202°E.

M. l. malygini

Chadman_l – 6; ЗММУ; Монголия, Кобдоский аймак, окр. Чадмань, 47.691°N, 92.769°E.

Dariv_l – 8; ЗММУ; Монголия, Гобиалтайский аймак, Дарив сомон, 46.446°N, 94.072 °E.

OrokNor_l – 7; ЗИН; Монголия, Кобдоский аймак, берег оз. Орок-Нор, 45.078°N, 100.579°E.

M. maximowiczii

Alex_ma – 7; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Александрово-Заводский р-н, Кыдымская падь, 50.9°N, 118.06°E.

Amalat_ma – 24; ИСиЭЖ; Россия, республика Бурятия, Баунтовский р-н, прав. берег р. Большой Амалат, 53.96°N, 113.601°E.

Baogetashan_ma – 9; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Донвуци, Баогеташань, 46.349°N, 118.97°E.

BatShiret_ma – 14; ЗММУ; Монголия, Хэнтэйский аймак, 30 км к сев.-зап. от сомона Бат-Ширэт, 48.931°N, 110.044°E.

Binder_ma – 4; ЗММУ; Монголия, Хэнтэйский аймак, Бентерья сомон, остров на р. Онон, 48.643°N, 110.592°E.

Borhon_ma – 14; ЗММУ; Монголия, Центральный аймак, окр. Мунгэн-Морот, р. Борхонь, 47.835°N, 107.847°E.

Burinda_ma – 5; ЗИН; Россия, Амурская область, Магдагачинский р-н, 30 км к сев. от п. Магдагачи, р. Левая Буринда, 53.462°N, 125.13°E.

Cuogang_ma – 5; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Синьбаерхуйоуци, Куоган, 49.249°N, 118.115°E.

Dureny_ma – 12; ИСиЭЖ; Россия, республика Бурятия, Кяхтинский р-н, р. Чикой, с. Дурены, 50.323°N, 106.884°E.

Firsovo_ma – 11; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Сретенский р-н, прав. берег р. Шилка, 3 км ниже д. Фирсово, р. Чачакан, 52.33°N, 118.21°E.

Genhe_ma – 8; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Еергунаци, Гэньхэ, 50.78°N, 121.54°E.

Gorny_ma – 5; ЗИН; Россия, Амурская область, Зейский заповедник, 53.856°N, 127.36°E.

HalhGol_ma – 8; ЗММУ; Монголия, Восточный аймак, р. Халхин-Гол, 2 км. сев. от Халхгол, 48.009°N, 118.174°E.

Ivan_ma – 5; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, близ оз. Иван, 52.257°N, 112.92°E.

Jeltuga_ma – 4; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Могочинский р-н, прав. берег р. Шилка, 8 км ниже устья р. Желтуга, 53.38°N, 119.73°E.

Kchikoy_ma – 4; ИСиЭЖ; Россия, Забайкальский край, Красночикойский р-н, с. Красный Чикой, 50.361°N, 108.728°E.

Kenho_ma – 9; MNB; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Кеньхо, 50.76°N, 121.522°E.

Kozlovo_ma – 4; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Калганский р-н, д. Козлово, 51.21°N, 118.93°E.

Kyker_ma – 9; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Тунгокоченский р-н, с. Кыкер, 53.16, 115.81°E.

Maleta_ma – 7; ИСиЭЖ; Россия, Забайкальский край, Петровско-Забайкальский р-н, р. Малета, 50.806°N, 108.451°E.

Muhino_ma – 4; ЗИН; Россия, Амурская область, Шимановский р-н, с. Мухино, 52.276°N, 127.211°E.

Never_ma – 5; ЗИН; Россия, Амурская область, Сковородинский р-н, п. Большой Невер, 53.979°N, 124.167°E.

Pikan_ma – 12; ЗИН; Россия, Амурская область, Зейский р-н, окр г. Зея, бывший метеопункт Пикан, 53.7°N, 127.358°E.

Podeyn_ma – 7; ЗИН; Россия, Забайкальский край, Балейский р-н, окр. с. Подейницино, Солнечная падь, 51.69°N, 116.78°E.

Preobr_ma – 5; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Читинский р-н, Арахлейские оз., окр с. Преображенка, 52.22°N, 112.83°E.

Shanghulin_ma – 5; ЗИН; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Ченьбаерхуци, Шанхулинь, 50.698, 120.234°E.

Sohondo_ma – 7; ИСиЭЖ; Россия, Забайкальский край, Сохондинский заповедник, кордон Буреча, 49.772°N, 110.832°E.

Sretensk_ma – 7; ЗИН; Россия, Забайкальский край, Сретенский р-н, окр. г. Сретенска, 52.25°N, 117.7°E.

Tamga_ma – 4; ЗИН; Россия, Приморский край, Лесозаводский р-н, р. Тамга, 45.569°N, 133.607°E.

Tasey_ma – 9; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Читинский р-н, окр. оз. Тасей, 52.299°N, 113.139°E.

Wentanghexiang_ma – 15; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Дуолунь, Веньтанхесян, 42.185°N, 116.478°E.

Wuerhanqi_ma – 5; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Сигуйтуци, Вуерханьци, 50.47, 121.7°E.

Wulagai_ma – 7; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Донвуци, Вулагай, 46.349°N, 118.97.

Wusuli_ma – 6; IOZ; Китай, провинция Хейлунцзян, Хама, Вусули, 53.55°N, 123.277°E.

Xilinhaote_ma – 16; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Силиньхаоте, 43.933°N, 116.05°E.

Yitulihe_ma – 4; IOZ; Китай, провинция Внутренняя Монголия, Геергуна Дзуоци, Итулихе, 50.64°N, 121.57°E.

Zeya_ma – 4; ЗИН; Россия, Амурская область, Зейский р-н, 40 км на юг от г. Зея по шоссе Зея-Рублевка-Николаевка, 53.458°N, 126.982°E.

Zyul_ma – 5; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Нерчинский р-н, с. Зюльзикан, 52.67°N, 116.28°E.

M. evoronensis

Evoron – 19; ЗММУ; Россия, Хабаровский край, Солнечный р-н, оз. Эворон, исток р. Девятки, 51.372°N, 136.525°E.

M. mujanensis

Muya – 6; ЗММУ; Россия, республика Бурятия, Муйская котловина, п. Муя, 56.455°N, 115.67°E.

M. limnophilus

Tangke_l – 5; IOZ; Китай, провинция Сычуань, Жоергай, Танке, 33.411°N, 102.468°E.

M. middendorffii

Adycha_h – 4; ЗИН; Россия, республика Якутия, Верхоянский р-н, р. Адыча, 67.532°N, 135.436°E.

Baidar_h – 5; ИЭРиЖ; Россия, Ямало-Ненецкий автономный округ, юго-вост. побер. Байдарацкой губы, 68.2°N, 67.2°E.

Betenkes_h – 9; ЗИН; Россия, республика Якутия, Батагайский р-н, п. Бетенкес, место Хотон-Хоя, р. Адыча, 67.579°N, 135.672°E.

Dudypta_h – 4; ЗММУ; Россия, Красноярский край, юг п-ва Таймыр, р. Дудыпта, прав. приток р. Пясина, устье р. Каменной, 71.443°N, 94.104°E.

Gusinye_h – 7; ЗММУ; Россия, Красноярский край, плато Путорана, Гусиные озера, 68.3°N, 93.6°E.

Hantay_h – 7; ИСиЭЖ; Россия, Красноярский край, п-ов Таймыр, оз. Хантайское, 68.267°N, 90.796°E.

Kegali_h – 5; ИСиЭЖ; Россия, Магаданская область, Билибинский р-н, совх. Омолон, п. Кегали, 64.36°N, 161.877°E.

Keta_h – 7; ЗММУ; Россия, Красноярский край, плато Путорана, оз. Кета, 68.834°N, 91.632°E.

Kochechum_h – 7; ЗИН; Россия, Красноярский край, окр. п. Тола, р. Кочечум у впадения р. Кондакан, 64.542°N, 100.222°E.

KrasnK_h – 12; ИЭРиЖ; Россия, Ямало-Ненецкий автономный округ, Лабытнанги, станция Красный камень, 66.55°N, 65.45°E.

Lukunskaya_h – 5; ИСиЭЖ; Россия, Красноярский край, Таймырский заповедник, р. Лукунская, 72.529°N, 105.166°E.

Norilsk_h – 4; ИСиЭЖ; Россия, Красноярский край, г. Норильск, 69.371°N, 88.397°E.

Omolon_h – 10; ЗИН; Россия, Чукотский автономный округ, окр. п. Омолон, 63.33°N, 158.58°E.

Omoloy_h – 8; ЗИН; Россия, республика Якутия, Булунский р-н, берег р. Омолой, 70.696, 133.265°E.

Schuchya_h – 6; ЗММУ; Россия, Ямало-Ненецкий автономный округ, юг п-ова Ямал, среднее течение р. Щучья, 67.365°N, 68.708°E.

Stokovy_h – 6; ИБПС; Россия, Магаданская область, бассейн р. Кулу, п. Стоковое, 61.847684°N, 147.662299°E.

Uribey_h – 6; ЗММУ; Россия, Ямало-Ненецкий автономный округ, п-ов Ямал, р. Юрибей, участок 3, 68.48°N, 71.18°E.

M. mongolicus

Amalat_mo – 6; ИСиЭЖ; Россия, республика Бурятия, Баунтовский р-н, прав. берег. р. Большой Амалат, п. Байса, 53.96°N, 113.601°E.

Baraba_mo – 15; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Александрово-Заводский р-н, урочище «Бараба», 50.79°N, 117.7°E.

Bugutur_mo – 5; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Борзинский р-н, п. Мациевская, падь Бугутур, 49.68°N, 117.47°E.

Chindant_mo – 4; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Ононский р-н, п. Старый Чиндант, р. Борзя, 50.56°N, 115.57°E.

EginDaba_mo – 20; ЗММУ; Монголия, хр. Хангай, пер. Эгин-Даба, 47.216°N, 99.91°E.

Idermeg_mo – 14; ЗММУ; Монголия, Хэнтэйский аймак, р. Кэрулен, окр. Идэрмэг, 47.547°N, 111.219°E.

Kokorya_mo – 5; ЗММУ; Россия, республика Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, 49.966°N, 89.116°E.

Mogoytuy_mo – 7; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Агинский р-н, падь Могойтуй, 51.25°N, 114.94°E.

Mort_mo – 13; ЗММУ; Монголия, хр. Хэнтэй, окр. Мунгэн-Морьт, 47.835°N, 107.847°E.

Othon_mo – 10; ЗММУ; Монголия, 60 км вост. от Улясутая, р. Отгон-Тенгри, 47.607°N, 97.522°E.

Sohondo_mo – 6; ИСиЭЖ; Россия, Забайкальский край, Сохондинский заповедник, голец Сопкоян, 49.641°N, 110.734°E.

Soktuy_mo – 5; ЗИН; Россия, Забайкальский край, Краснокаменский р-н, п. Соктуй-Милозан 117.76 °N, 50.07°E.

Suhoy_mo – 4; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Александрово-Заводский р-н, п. Александровский Завод, падь Сухой лог, 50.77°N, 117.69°E.

Tsahar_mo – 7; ЗММУ; Монголия, южн. склон хр. Тарбагатай, 20 км сев. -вост. от сомон Цахир, 48.164°N, 99.041°E.

Uldzya_mo – 7; ИСиЭЖ; Россия, Забайкальский край, Ононский р-н, р. Улдза, 49.903°N, 115.64°E.

Zun_mo – 6; ЗММУ; Россия, Забайкальский край, Борзинский р-н, оз. Зун-Аралтуй, 50.05°N, 117.37°E.

M. oeconomus

AmarHiyd_o – 4; ЗММУ; Монголия, Селенгинский аймак, 4 км сев. -зап. от Амар-Хийд, 49.471°N, 105.057°E.

Baikal_o – 6; ЗММУ; Россия, республика Бурятия, Байкальский заповедник, 51.483°N, 105.195°E.

Balagan_o – 4; ЗММУ; Россия, Чукотский автономный округ, Марковский р-н, верховье р. Анадырь, р. Балаганчик, 64.929°N, 168.53°E.

Bashk_o – 7; ЗММУ; Россия, Башкирия, нижнее течение р. Белая, 54.567°N, 56.301°E.

Chabda_o – 9; ЗММУ; Россия, республика Якутия, Усть-Майский р-н, 100 км вверх по течению р. Мая от п. Усть-Мая, кордон Чабда, 59.776°N, 134.812°E.

Chaun_o – 10; ЗММУ; Россия, п-ов Чукотка, Чаунская губа, 68.775, 170.755°E.

Chegitun_o – 4; ЗММУ; Россия, Чукотский автономный округ, р. Чегитунь, 66.541°N, 171.138°E.

Chunya_o – 7; ЗММУ; Россия, Красноярский край, р. Подкаменная Тунгуска, р. Чуня, п. Тычаны, 61.579°N, 97.182°E.

Djargalant_o – 8; ЗММУ; Монголия, Хубсугульский аймак, хр. Тарбагатай, 30 км. южн. Джарагаланта, 48.315, 99.309°E.

Djelty_o – 8; ЗММУ; Монголия, Баян-Улэгейский аймак, верхнее течение р. Джелты-гол, 48.123°N, 89.168°E.

Dyupkun_o – 6; ЗММУ; Россия, Красноярский край, плато Путорана, оз. Дюпкун, лев. берег, р-н устья р. Тесной, 68.167°N, 92.783°E.

Egvekinot_o – 6; ЗММУ; Россия, Чукотский автономный округ, Иультинский р-н, п. Эгвекинот, 66.305°N, 180.795°E.

Kazakh_o – 6; ЗММУ; Казахстан, Акмолинская область, оз. Кургальджино, 50.582°N, 70.017°E.

Kondo_o – 6; ЗММУ; Россия, Ханты-Мансийский автономный округ, заповедник Малая Сосьва, р. Конда, 62.059°N, 64.482°E.

Kulumys_o – 7; ЗММУ; Россия, Красноярский край, Ермаковский р-н, Западный Саян, хр. Кулумыс, 52.96°N, 92.946.

Lavrentiya_o – 5; ЗММУ; Россия, Чукотский автономный округ, п. Лаврентия, 65.585°N, 171.045°E.

Mariinsk_o – 5; ЗММУ; Россия, Кемеровская область, Мариинский р-н, окр. г. Мариинска, 56.152°N, 87.631°E.

Mirnoe73_o – 39; ЗММУ; Россия, Красноярский край, Туруханский р-н, среднее течение р. Енисей, окр. п. Мирное, 62.372°N, 89.062°E.

Mirnoe74_o – 30; ЗММУ; Россия, Красноярский край, Туруханский р-н, среднее течение р. Енисей, окр. п. Мирное, 62.372°N, 89.062°E.

Mirnoe75_o – 27; ЗММУ; Россия, Красноярский край, Туруханский р-н, среднее течение р. Енисей, окр. п. Мирное, 62.372°N, 89.062°E.

Nosok_o – 6; ЗММУ; Россия, Красноярский край, низовья р. Енисей, п. Носок, 70.163°N, 82.342°E.

Novosib_o – 7; ЗММУ; Россия, г. Новосибирск, Академгородок, 54.841°N, 83.07°E.

Schuchye_o – 7; ЗММУ; Россия, Ямало-Ненецкий автономный округ, п-ов Ямал, среднее течение р. Щучья, 67.365°N, 68.708°E.

Sohondo_o – 18; ИСиЭЖ; Россия, Забайкальский край, Сохондинский зап., верхнее течение р. Букукун, 49.62°N, 111.018°E.

Sosnovka_o – 7; ЗММУ; Россия, республика Бурятия, оз. Байкал, долина р. Сосновка, 54.204°N, 109.636°E.

Sosva_o – 7; ЗММУ; Россия, Ханты-Мансийский автономный округ, заповедник Малая Сосьва, верховья р. Малая Сосьва, 62.059°N, 64.482°E.

SZ – 8; ЗММУ; Россия, Иркутская область, Нижнеудинский р-н, бывший Саянский заповедник, р. Каменка, 54.184°N, 96.245°E.

SZ2 – 13; ЗММУ; Россия, Иркутская область, Нижнеудинский р-н, бывший Саянский заповедник, п. Верхняя Гутара, 54.184°N, 96.245°E.

Taz_o – 14; ЗММУ; Россия, Ямало-Ненецкий автономный округ, Красноселькупский р-н, р. Таз, бывшее с. Церковенское, 65.51°N, 82.133°E.

Tevshruleh_o – 17; ЗММУ; Монголия, Ара-Хангайский аймак, Тэвшрулех, 47.25°N, 101.25°E.

Uelen_o – 5; ЗММУ; Россия, Чукотский автономный округ, с. Уэлен, 66.137°N, 169.79°E.

Yandy_o – 6; ЗММУ; Россия, Иркутская область, верховья р. Ангара, с. Янды, 54.599°N, 103.266°E.

M. o. kharanurensis

Haranurs_o – 9; ЗММУ; Монголия, Кобдоский аймак, южн. берег оз. Хара-Нур, 47.964°N, 93.147°E.

Haranurz_o – 10; ЗММУ; Монголия, Кобдоский аймак, зап. берег оз. Хара-Нур, перешеек, 47.964°N, 93.147°E.

M. sachalinensis

Chaivo_s – 9; ЗММУ; Россия, о. Сахалин, зал. Чайво, 52.526°N, 143.153°E.

Nevskoe1 – 13; ЗММУ; Россия, о. Сахалин, оз. Невское, 49.419°N, 143.34°E.

Nevskoe2 – 16; ЗММУ; Россия, о. Сахалин, окр. с. Промысловое, берег оз. Невское, 49.419°N, 143.34°E..